SYNCHRONISATIONS-PHÄNOMENE BEI DER CIRCADIANEN RHYTHMIK VON GLYCINE MAX

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der
Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von
FRITZ KÜBLER
aus Stuttgart

1969

SYNCHRONISATIONS - PHÄNOMENE

BEI DER CIRCADIANEN RHYTHMIK VON GLYCINE MAX

Inaugural - Dissertation
zur
Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der
Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von
F r i t z K ü b l e r
aus Stuttgart

1969

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 13.Februar 1969

Dekan: Professor Dr. H. B l u m e

1. Berichterstatter: Professor Dr. E. B ü n n i n g
2. Berichterstatter: Professor Dr. B. S c h w e m m l e

I. EINLEITUNG

a) Synchronisation durch geringe Lichtintensitäten.

Die Messung der Tageslänge durch Organismen, die meist zur "sinnvollen" zeitlichen Einordnung bestimmter Entwicklungsvorgänge in die verschiedenen Jahreszeiten benutzt wird (BÜNNING 1967), erfolgt zum Teil sehr exakt, oft bis auf einige Minuten genau (KATAYAMA 1964). Das heißt, der Organismus hat die Möglichkeit, zwischen Tagen zu unterscheiden, die in ihrer Länge nur um wenige Minuten differieren.

Diese Fähigkeit setzt einerseits voraus, daß im Organismus Prozesse ablaufen, deren Beginn durch den Lichtbeginn oder den Dunkelbeginn festgelegt wird und die eine bestimmte, exakt bemessene Dauer haben, wonach der nächste Wechsel in den Beleuchtungsbedingungen eintreten muß, wenn die Entwicklung nicht in andere Bahnen gelenkt werden soll (BÜNNING 1967). Andererseits müssen zuverlässige Meßpunkte für Tagesbeginn und Tagesende existieren. Starke Bewölkung darf nicht als Nacht und Vollmondlicht nicht als Tag gewertet werden.

In diesem Zusammenhang erscheint es interessant, welche Lichtintensitäten auf endogen tagesrhythmische Prozesse noch regulierend einwirken können und wann diese Intensitäten unter natürlichen Bedingungen auftreten.

b) Wechselseitige Synchronisation innerhalb einer Pflanze.

Mit Hilfe der im ersten Teil erhaltenen Ergebnisse war es möglich, Untersuchungen über wechselseitige Synchronisation der tagesperiodischen Blattbewegungen innerhalb einer Pflanze methodisch verhältnismäßig einfach durchzuführen.

Unter natürlichen Bedingungen verlaufen die tagesrhythmischen ("circadianen") Prozesse eines Organismus synchronisiert, das heißt, sie stehen in einer festen Phasenbeziehung zueinander (ENRIGHT 1965, BÜNNING 1967). Durch eine Reihe von Untersuchungen ist bekannt, daß beim Wegfall aller als Zeitgeber wirksamen äußeren Faktoren diese feste Phasenbe-

ziehung verlassen wird und eine Dissoziation der einzelnen Rhythmen eintritt (TODT 1962, LOBBAN 1965).

Während nun beim tierischen und menschlichen Organismus eine zentrale Steuerung der einzelnen Phasenbeziehungen durch das System endokriner Drüsen und das Zentralnervensystem erklärt werden kann (siehe besonders HARKER 1960; Zusammenfassungen bei ROBERTS 1965, BÜNNING 1967), ist bei Pflanzen eine solche zentrale Steuerung nicht denkbar, weil entsprechende zentrale Organe nicht vorkommen.

Hieraus ergibt sich die Frage, ob die Kommunikation innerhalb des pflanzlichen Organismus so gering ist, daß jede beliebige Phasenbeziehung zwischen den Schwingungen der einzelnen Organe durch entsprechende verschiedene Zeitgeber hergestellt werden kann.

Obwohl diese Frage schon von PFEFFER aufgeworfen wurde, durch seine Versuche (1915) aber nicht entschieden werden konnte, ist sie Jahrzehnte hindurch unbeachtet geblieben. Erst neuerdings wurde im Zusammenhang mit der Weitergabe photoperiodischer Information von den Blättern zum Vegetationspunkt auch eine Übertragung von Schwingungen von Blatt zu Blatt untersucht (GUREVITCH 1967).

Sollte sich ein Transport der "Zeitinformation" bestätigen lassen, so könnte von daher vielleicht auch ein zusätzlicher Ansatz gefunden werden, die Verankerung endogener circadianer Rhythmen im Stoffwechsel des pflanzlichen Organismus weiter aufzuklären und zu Aussagen über die Verifizierbarkeit biochemischer Modelle der circadianen Rhythmik beizutragen.

II. M A T E R I A L und M E T H O D I K

Die Versuche wurden alle an Sojabohnen, Glycine max, Merr., durchgeführt. Die Samen wurden aus Gatersleben bezogen, wo sie unter der Bezeichnung " H 7 " geführt werden. Die verwendeten Samen entstammten der Ernte des Jahres 1966.

Die Pflanzen wurden im Gewächshaus in natürlichem Tageslicht aufgezogen; im Winter wurde zur Verbesserung der Beleuchtungsverhältnisse eine Zusatzbeleuchtung von 2000 Lux

von 16 Uhr bis 20 Uhr geboten. Im Alter von 4 bis 5 Wochen - in der Regel nach Ausbildung des zweiten Folgeblattes - wurden die Pflanzen in die Versuchsanordnung überführt.

Die Versuche fanden in temperaturkonstanten Kammern statt, und zwar bei Temperaturen zwischen 21° und 22° C. Die durch Ventilation und Regelung entstehenden kurzperiodischen Schwankungen der Temperatur überschritten den angegebenen Bereich nicht. Eine Zeitgeberwirkung für circadiane Schwingungen durch diesen Faktor kann ausgeschlossen werden, da die Schwankungen keinen tagesperiodischen Verlauf nehmen.

Die Registrierung der Blattbewegungen erfolgt auf berußten Trommeln, mit dem bekannten, häufig beschriebenen Übertragungsmechanismus.

Die Bewegungen der Primärblätter verschiedener Varietäten von Sojabohnen wurden schon früher registriert (BÜNNING 1948). Für die geplanten Übertragungsversuche erschien es jedoch sinnvoller, nicht von den Primärblättern auszugehen, die ja als Übergangsform zwischen Kotyledonen und Folgeblättern eine gewisse Sonderstellung einnehmen, sondern von zwei normalen Folgeblättern an zwei aufeinanderfolgenden Knoten, sodaß also ein etwa stattfindender Informationstransport ein Stengelstück von ca. 5 cm zusätzlich überwinden muß.

Um die der Blattbewegung entgegengesetzte Bewegung des Blattstieles auszuschalten, wurden die Blattstiele angebunden. Die beiden seitlichen Fiedern der aus drei Fiederblättchen zusammengesetzten Blätter wurden abgeschnitten, um eine gegenseitige mechanische Behinderung der Fiedern zu verhindern. Außerdem wurden sämtliche für den Versuch nicht nötigen Teile der Pflanze entfernt, um eine Beeinflussung durch diese Teile auszuschalten und damit ein möglichst überschaubares System zu haben. Zu diesen entfernten Teilen gehörten: Kotyledonen, Primärblätter, Folgeblätter außer dem ersten oder den ersten beiden und der Stengel oberhalb der Versuchsblätter.

Die Versuche des ersten Teiles wurden mit Pflanzen durchgeführt, die oberhalb des ersten Folgeblattes abgeschnitten waren, sonst jedoch der in Abb. 1 dargestellten Pflanze entsprachen.

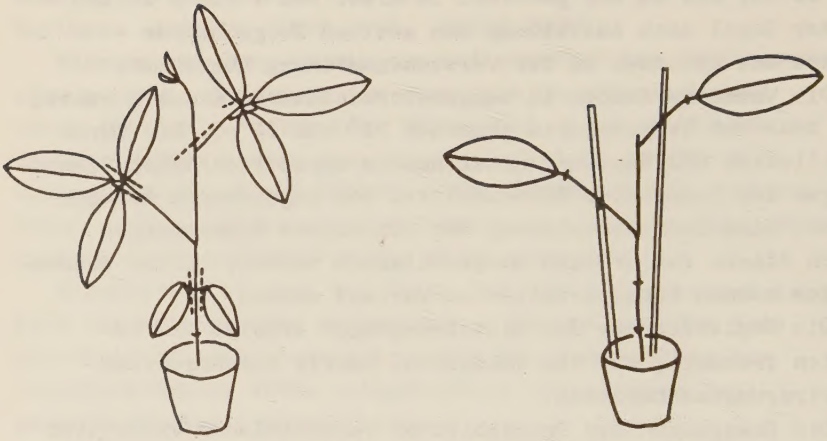

Abb. 1 : Links schematische Skizze einer etwa 5 Wochen alten Sojapflanze; das zweite Folgeblatt ist gerade voll entwickelt. Rechts eine auf die für die Versuchsanordnung notwendigen Teile reduzierte Pflanze.

Die Länge der Perioden wurde ausschließlich mit Hilfe der Senkungsmaxima festgestellt, da sie die markantesten Punkte im Kurvenverlauf darstellen.

Da die Periodenlänge der freilaufenden Rhythmik sowohl im DD (= Dauerdunkel) als auch im LL (= Dauerlicht) sich deutlich von 24 h unterscheidet (s.u. Versuch 1), wurde zur Synchronisation der Schwingungen ein LD (= Licht-Dunkel-Wechsel) von 12 : 12 h gewählt.

Die schwachen Lichtintensitäten wurden durch eine OSRAM 40 W / 15 R - Leuchtröhre erzeugt, die vollständig mit schwarzem Papier umhüllt wurde, in das dann schmale Schlitze eingeschnitten wurden. Im Dauerlicht und bei der Vorsynchronisation betrug die Beleuchtungsstärke 1800 - 2000 Lux. Die Lichtquelle war eine gleiche, nicht verdunkelte Röhre.

Da die Pflanzen im Winter durch die Beleuchtungsverhältnisse im Gewächshaus schlecht synchronisiert waren, wurden sie vor Versuchsbeginn in der Versuchskammer eine Woche lang

im LD 12 : 12 h vorsynchronisiert. Der Übergang zum Versuch fand in der Weise statt, daß mit Ende der letzten "normalen" Lichtzeit die unverdunkelte Leuchtröhre gegen die verdunkelte ausgetauscht wurde und somit der Beleuchtungswechsel im selben Rhythmus erhalten blieb. Während der übrigen Jahreszeiten (März bis Oktober) wurde auf diese Maßnahme verzichtet und lediglich darauf geachtet, daß der Beleuchtungswechsel des Versuchs mit dem natürlichen Beleuchtungswechsel im Gewächshaus im wesentlichen übereinstimmte.

Für die Versuche zur wechselseitigen Synchronisation der Schwingungen mußte sichergestellt werden, daß der synchronisierende Licht-Dunkel-Wechsel tatsächlich nur das eine der beiden Blätter trifft, das andere also konstante Licht- und Temperaturverhältnisse genießt.

Mit Hilfe der im ersten Teil der Untersuchungen erhaltenen Ergebnisse (Versuche 1 bis 3) konnte das eine Blatt durch einen Licht-Dunkel-Wechsel mit einer Lichtintensität von nur 0,6 bis 0,8 Lux synchronisiert werden. Zwischen der Lichtquelle und dem Blatt, das in Dauerbedingungen gehalten werden sollte, konnte ein Stück schwarzes Papier so angebracht werden, daß sich dieses Blatt dauernd - das heißt, in jeder erreichbaren Stellung - im Schatten des Papiers befand (Abb. 2).

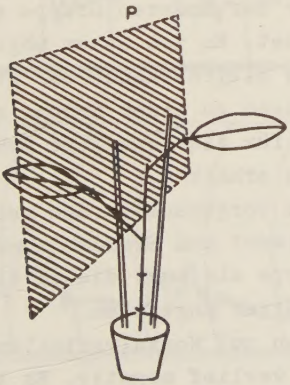

Abb. 2 : Beschattung durch das schwarze Papier P, das eine Beleuchtung des hinteren Blattes durch die im Querschnitt angedeutete Leuchtröhre L verhindert.

Die Lichtintensität im Schatten beträgt hierbei höchstens 50 Millilux, ein Wert, der zur Synchronisation nicht mehr ausreicht (s.u.Versuch 3).

Ein weiterer Vorteil der Verwendung der schwachen Intensität ist die daraus resultierende ebenfalls geringe Temperaturschwankung. In Vorversuchen konnte ermittelt werden, daß eine im 12 : 12 h - Wechsel eingeschaltete, vollständig verdunkelte Leuchtröhre keinen auf die circadiane Rhythmik synchronisierend wirkenden Temperaturwechsel verursacht.

III. S T A T I S T I K

Es wurden pro Blatt 2 bis 7 aufeinanderfolgende Perioden ausgewertet. Da die Streuung der Periodenlänge relativ groß ist (etwa $\pm$ 1 h), muß versucht werden, immer möglichst viele aufeinanderfolgende Perioden zu verwerten, mindestens jedoch zwei. Die Perioden variieren nämlich nicht unabhängig voneinander, sondern so, daß durch ausgleichende Verkürzung oder Verlängerung der Perioden eine möglichst optimale Anpassung an den Zeitgeber geschieht. Bereits durch das Mitteln von zwei Perioden wird eine gute Annäherung an den tatsächlichen Wert der Periodenlänge erreicht.

Je nachdem, wie viele Perioden ausgewertet werden können und wieviele dabei relativ zu kurz oder zu lang sind, wird beim Überwiegen der einen oder der anderen Gruppe ein zu hoher oder zu niedriger Wert errechnet. Es ist daher möglich und sinnvoll, die aus einer Gruppe gleichbehandelter Pflanzen gewonnenen mittleren Periodenlängen zu einer Gruppe zusammenzufassen und zu mitteln, um die für die jeweilige Behandlung resultierende Periodenlänge zu erhalten.

Für eine Beurteilung dieses Vorgehens werden bei den Versuchsergebnissen sowohl Mittelwert und Standardabweichung für die entsprechende Pflanzengruppe als auch die mittleren Periodenlängen der einzelnen Blätter angegeben.

Eine Prüfung der Stichproben auf Normalverteilung mit Hilfe von Wahrscheinlichkeitspapier verlief negativ. Es traten relativ starke Randklassen auf, was aufgrund der oben beschriebenen Verhältnisse nicht unerwartet war. Die Prüfung auf

Normalverteilung ist außerdem bei den vorliegenden kleinen Stichprobenumfängen wenig zuverlässig.

Die Hypothesen wurden deshalb mit dem verteilungsfreien U - Test von WILCOXON, MANN und WHITNEY geprüft (aus SACHS 1968). Für signifikante Unterscheidung wurde mindestens $\alpha = 0{,}05$ gefordert; $\alpha = 0{,}001$ oder darunter wurde als hochsignifikant bezeichnet.

IV. V E R S U C H E und E R G E B N I S S E

a) Synchronisation durch geringe Lichtintensitäten.

1) Freilaufende Rhythmik der Folgeblätter.

Im DD zeigten die Pflanzen eine mittlere Periodenlänge von 26,1 h bei einer Standardabweichung von s = 0,2 h. Es wurden die durch Registrierung von 9 Pflanzen erhaltenen Werte gemittelt.

Im LL betrug die mittlere Periodenlänge 26,5 h mit einer Standardabweichung von s = 0,4 h. Hier wurden 6 Pflanzen registriert und ihre Perioden gemittelt.

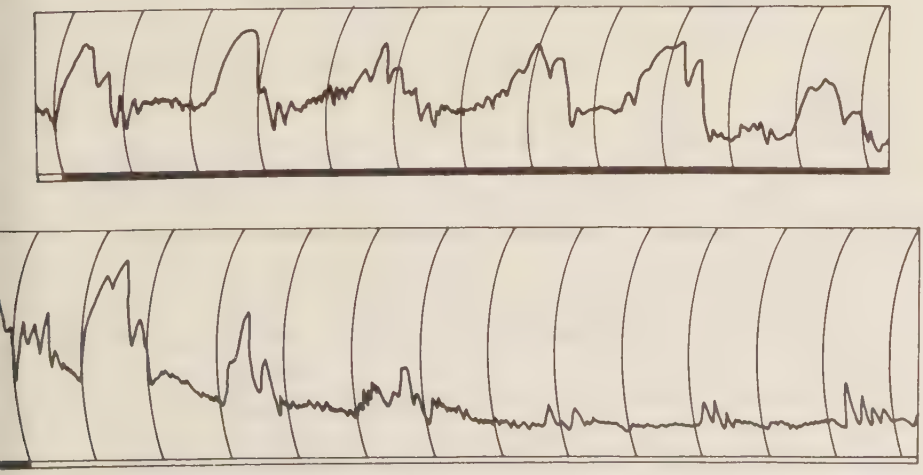

Abb. 3 : Obere Kurve im Dauerdunkel, untere Kurve im Dauerlicht (1800 - 2000 Lux) registriert.

Die statistische Überprüfung, ob die beiden Gruppen zu unterscheiden sind, ergab für die Prüfgröße U den errechneten Wert von U = 7. Für $\alpha = 0{,}01$ ist der kritische Wert von U genau 7, sodaß also für die Unterscheidung der beiden Gruppen exakt diese Signifikanz erreicht wird. Abb. 3 zeigt aus jeder Gruppe eine Kurve. Die mittleren Periodenlängen der einzelnen Pflanzen sind der Tabelle 1 zu entnehmen.

2) Synchronisation mit 10 Lux und mit 0,6 - 0,8 Lux.

Im LD 12 : 12 h mit einer Lichtintensität von 10 Lux wird noch eine gute Synchronisation der Rhythmik erzielt, wie an dem in Abb. 4 gezeigten Beispiel gesehen werden kann. Die Mittelung der Werte von 4 registrierten Pflanzen ergibt eine Periodenlänge von 24,3 h bei einer Standardabweichung von s = 0,1 h. Die Einzelwerte sind in Tabelle 1 aufgeführt.

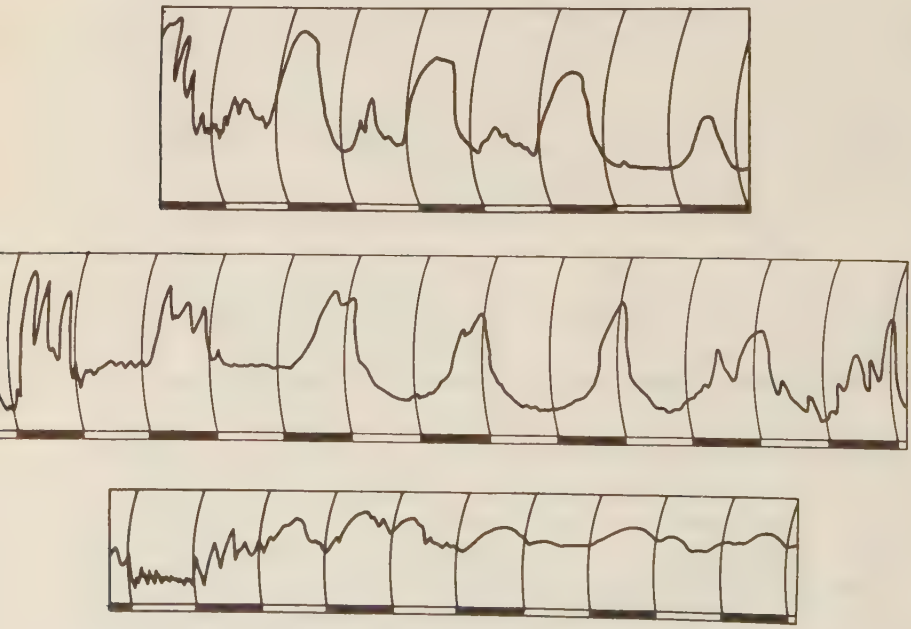

Abb. 4 : Oben LD mit 10 Lux. Mitte und unten LD mit 0,6 bis 0,8 Lux.

Vergleicht man jedoch die Lage der Senkungsmaxima relativ zum vorangehenden "Licht-Aus-Impuls" mit der Lage der Senkungsmaxima im normalen Licht-Dunkel-Wechsel, so ergibt sich eine deutliche Änderung der Phasenbeziehung. Während im normalen LD die Senkungsmaxima im Mittel 4,7 h (gemittelt aus 19 Werten, s = 0,4 h) nach "Licht-Aus" auftreten, geschieht das im LD mit 10 Lux erst nach 5,8 h (gemittelt aus 16 Werten, s = 0,6 h. Hierbei wurden die ersten beiden Maxima nach Versuchsbeginn nicht gewertet, da mit Übergangszyklen zu rechnen war). Es tritt also eine Änderung der Phasenwinkeldifferenz um 1,1 h auf. Außerdem ist eine Verringerung der Genauigkeit der Synchronisation zu beobachten, da die Standardabweichung größer wurde (Abb.5).

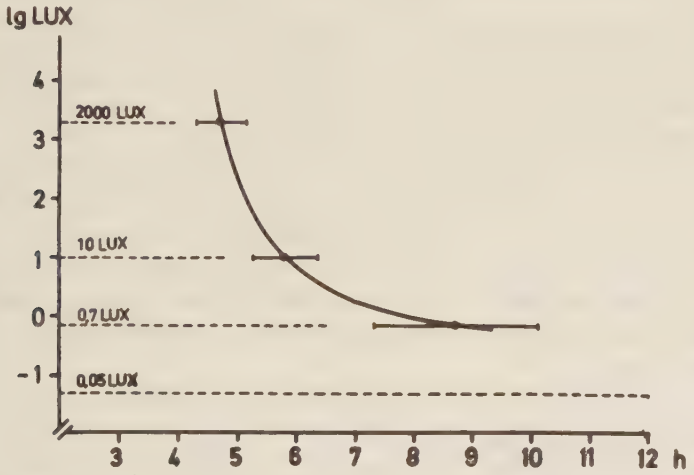

Abb. 5 : Lage der Senkungsmaxima - gemessen in Stunden nach dem letzten "Licht-Aus-Impuls" - in Abhängigkeit von der Lichtintensität des synchronisierenden LD. Als Streubereich ist ± s aufgetragen.

Wird beim synchronisierenden Beleuchtungswechsel die Lichtintensität auf 0,6 - 0,8 Lux herabgesetzt, dann zeigt sich, daß zunächst keine Reaktion auf den Zeitgeber erfolgt, sondern zwei bis (selten) drei Übergangszyklen mit einer Perioden-

länge auftreten, die in der Nähe derjenigen der DD-Gruppe liegen.

Nach dieser Übergangsphase verlaufen die Schwingungen synchronisiert. Es ergab sich bei Mittelung der Werte von 12 registrierten Pflanzen eine Periodenlänge von 24,1 h mit einer Standardabweichung von s = 0,3 h. Die mittleren Periodenlängen der einzelnen Pflanzen sind in Tabelle 1 aufgeführt. Abb. 4 zeigt zwei typische Kurven dieser Gruppe. Die geringe Amplitude der unteren Kurve im Vergleich zu den übrigen ist mit großer Wahrscheinlichkeit darauf zurückzuführen, daß dieser Versuch im Winter stattfand und die Pflanzen - wohl wegen der geringen Lichtintensitäten während der Anzucht im Gewächshaus - einen schlechteren Allgemeinzustand aufwiesen als im Sommer.

Welche Phasenbeziehung zum Zeitgeber stellt sich nun bei dieser Versuchsgruppe ein? Schon aus der Abb. 4 ist zu sehen, daß die Senkungsmaxima sich noch weiter vom letzten "Licht-Aus" entfernt haben als bei der 10 Lux-Gruppe. Sie liegen (gemittelt über die Maxima ab dem dritten Zyklus des Versuchs, 19 Werte, s = 1,4 h) 8,7 h nach "Licht-Aus", das heißt, gegenüber dem normalen LD tritt eine Phasenwinkeldifferenz von 4 h auf. Außerdem zeigt die erheblich angewachsene Standardabweichung, daß die individuellen Unterschiede (zwischen verschiedenen Pflanzen) in der Phasenbeziehung stärker ausgeprägt sind (Abb. 5).

Eine statistische Unterscheidung der Periodenlängen der 0,6 - 0,8 Lux-Gruppe von denen der DD - Gruppe ergab für die Prüfgröße U einen errechneten Wert von U = 0. Der kritische Wert von U für $\alpha = 0{,}001$ ist 12. Also sind die Gruppen hochsignifikant verschieden.

3) Versuche mit 50 Millilux.

Im LD 12 : 12 h mit einer Lichtintensität von 50 Millilux erfolgt keine Synchronisation der freilaufenden Rhythmik mehr. Bei Mittelung der durch Registrieren von 5 Pflanzen erhaltenen Werte wurde eine Periodenlänge von 26,6 h errechnet, bei einer Standardabweichung von s = 0,8 h. Eine statistische Unterscheidung dieser Gruppe von der DD - Gruppe ist nicht möglich. Es

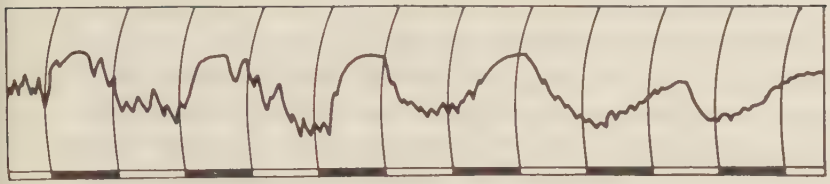

Abb.6 : Kurvenverlauf im LD mit 50 Millilux.

errechnet sich der Wert von U = 11. Der kritische Wert von U für $\alpha = 0{,}05$ beträgt 9. Daraus folgt die Annahme der Null-Hypothese, das heißt, daß 50 Millilux wie Dunkelheit wirken. Abb. 6 zeigt eine Kurve dieser Gruppe; die Werte der einzelnen Pflanzen finden sich in Tabelle 1.

Tab. 1 : Mittlere Periodenlängen der einzelnen Pflanzen in den verschiedenen Versuchsgruppen. $\bar{x}$ = Mittelwert, s = Standardabweichung der Gruppe. Alle Werte in Stunden.

	DD	LL	LD (10 Lux)	LD (0,6-0,8 Lux)	LD (50 Millilux)
	26,0	26,4	24,4	24,4	27,7
	26,0	27,1	24,2	23,7	26,8
	26,0	26,1	24,4	24,5	26,8
	26,0	26,6	24,2	24,4	25,8
	26,3	26,6		24,3	26,0
	25,7	26,6		24,2	
	26,4			24,3	
	26,3			24,4	
	26,0			23,8	
				23,8	
				23,7	
				23,6	
$\bar{x}$	26,1	26,5	24,3	24,1	26,6
s	0,2	0,4	0,1	0,3	0,8

b) Wechselseitige Synchronisation innerhalb einer Pflanze.

4) Übertragung von oben nach unten.

Nachdem durch den vorhergehend geschilderten Versuch gezeigt wurde, daß das in Abb. 2 durch das schwarze Papier beschattete Blatt nicht direkt synchronisiert wird, da es nur 50 Millilux erhält, muß eine hier auftretende Periodenlänge von etwa 24 h vom direkt getroffenen Blatt her übertragen worden sein. Eine Periodenlänge von etwa 26 h aber würde eine Übertragung der Information über den Zeitgeber unter diesen Verhältnissen mit Sicherheit ausschließen.

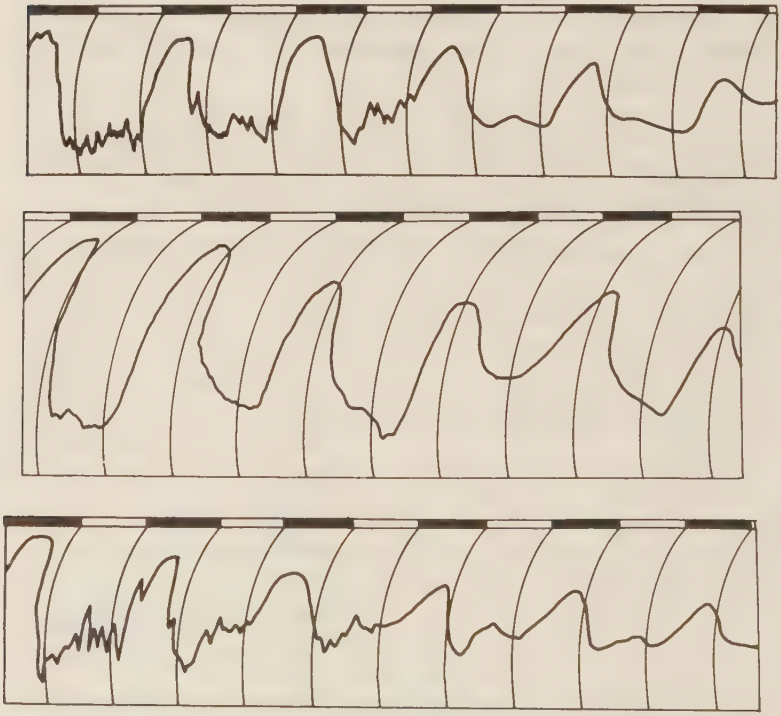

Abb. 7 : Bewegungsverlauf der unteren, nicht direkt vom Licht-Dunkel-Wechsel synchronisierten Blätter, die die gleiche Periodenlänge zeigen wie die direkt synchronisierten oberen. Zur Kennzeichnung des Abwärtstransportes wurde der LD-Balken über den Kurven gezeichnet.

In Abb.7 sind drei Kurven dieser Gruppe dargestellt. Bei Mittelung der durch Registrierung von 10 Pflanzen gewonnenen Ergebnisse wurde eine Periodenlänge von 24,2 h erhalten. Die Standardabweichung beträgt s = 0,4 h. Die Periodenlängen der einzelnen Pflanzen sind in Tabelle 3 aufgeführt.

Diese Gruppe läßt sich statistisch von der DD - Gruppe hochsignifikant unterscheiden. Der kritische Wert der Prüfgröße U liegt für $\alpha = 0{,}001$ bei U = 8. Der errechnete Wert für U betrug U = 0. Dagegen ist eine Unterscheidung zwischen dieser Gruppe und der mit 0,6 - 0,8 Lux direkt synchronisierten Gruppe nicht möglich. Der kritische Wert von U für $\alpha = 0{,}05$ ist hier U = 34, der errechnete Wert dagegen U = 48.

Eine Beeinflussung des nicht direkt synchronisierten Blattes durch das direkt synchronisierte hat also stattgefunden, und zwar so, daß die Information über den Zeitgeber unverändert beim unteren Blatt ankam und ausgewertet wurde.

Um Aufschluß über die Dauer des Informationstransportes zu erhalten, wurde ein Vergleich der zweiten bis fünften Senkungsmaxima bei den direkt und bei den indirekt synchronisierten Blättern durchgeführt. In Tabelle 2 sind die Mittelwerte dieser Maxima aus der jeweiligen Gruppe in Stunden nach dem letzten "Licht-Aus-Impuls" angegeben, zusammen mit der dazugehörigen Standardabweichung.

Tab.2 : Vergleich der Mittelwerte einzelner Maxima der beiden Gruppen 2 (LD mit 0,6-0,8 Lux) und 4 (Übertragung abwärts). Mittelwerte in Stunden nach dem letzten "Licht-Aus-Impuls", s = Standardabweichung in Stunden.

	Gruppe 2 LD (0,6-0,8 Lux)	Gruppe 4 Übertr.abwärts
2. Senkungsmaximum :	7,7 (s = 1,3)	7,8 (s = 1,1)
3. " :	8,5 (s = 1,3)	8,2 (s = 1,5)
4. " :	8,7 (s = 1,7)	8,9 (s = 1,7)
5. " :	9,2 (s = 1,6)	10,0 (s = 1,6)

Wie leicht zu sehen ist, streuen die Werte viel zu stark, als daß eine statistische Unterscheidung der beiden Gruppen möglich wäre. Bei einer vorgegebenen Standardabweichung dieser Größenordnung müßte der Abstand der Mittelwerte der beiden Gruppen mindestens 2,5 h betragen, um eine Unterscheidung zu ermöglichen. Es kann also höchstens abgeleitet werden, daß die mittlere Dauer der Informationsübertragung 2,5 h auf keinen Fall überschreitet. Vermutlich ist jedoch diese Zahl viel zu hoch gegriffen, da ja die Mittelwerte tatsächlich viel näher beieinander liegen.

Eine genauere Aussage über diesen Punkt ist nur durch gleichzeitiges Registrieren des oberen, direkt synchronisierten und des unteren, nicht direkt synchronisierten Blattes möglich. Abb. 8 zeigt das Ergebnis dieses Versuchs, der im übrigen den Versuchen der Gruppe 4 voll entsprach.

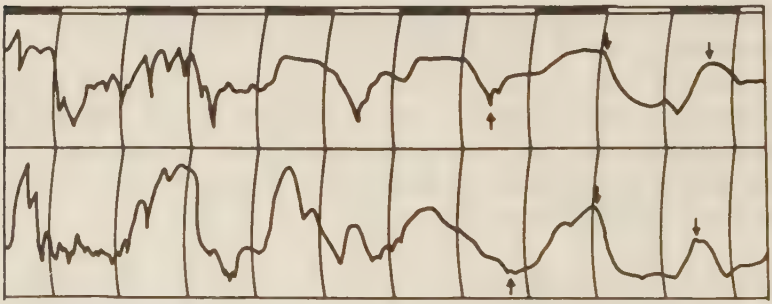

Abb. 8 : Übertragung von oben nach unten. Oben : oberes Blatt, unten : unteres Blatt. Sich entsprechende Kurvenpunkte sind durch Pfeile gekennzeichnet.

Beim Vergleich sich entsprechender Kurvenpunkte (Pfeile!) fällt auf, daß die Phasenwinkeldifferenz zwischen den beiden Blättern sehr stark schwankt, ja, daß sogar ein Vorauseilen der Schwingung des unteren Blattes vor der des oberen Blattes vorkommt. Dadurch tritt scheinbar eine negative Dauer des Informationstransportes auf. Das zwingt zu der Annahme, daß hier kompliziertere Verhältnisse vorliegen, auf die in der

Diskussion eingegangen wird. Diese Erscheinung wurde an drei Pflanzen festgestellt. Auf weitere Wiederholung des Versuchs wurde verzichtet, da schon ein einziger Fall des Vorauseilens beim unteren Blatt die Annahme eines komplizierteren Mechanismus notwendig macht.

5) Übertragung von unten nach oben.

Die Versuchsdurchführung bei dieser Gruppe geschah wie bei der vorhergehenden, nur daß diesmal das untere Blatt direkt der Schwachlichtsynchronisation ausgesetzt war und das obere beschattet wurde. Durch Mittelung der Werte von 8 registrierten Pflanzen wurde eine Periodenlänge von 25,4 h bei einer Standardabweichung von s = 0,3 h errechnet. Die Einzelwerte für jede Pflanze stehen in Tabelle 3; Abb. 9 zeigt drei typische Kurven dieser Gruppe.

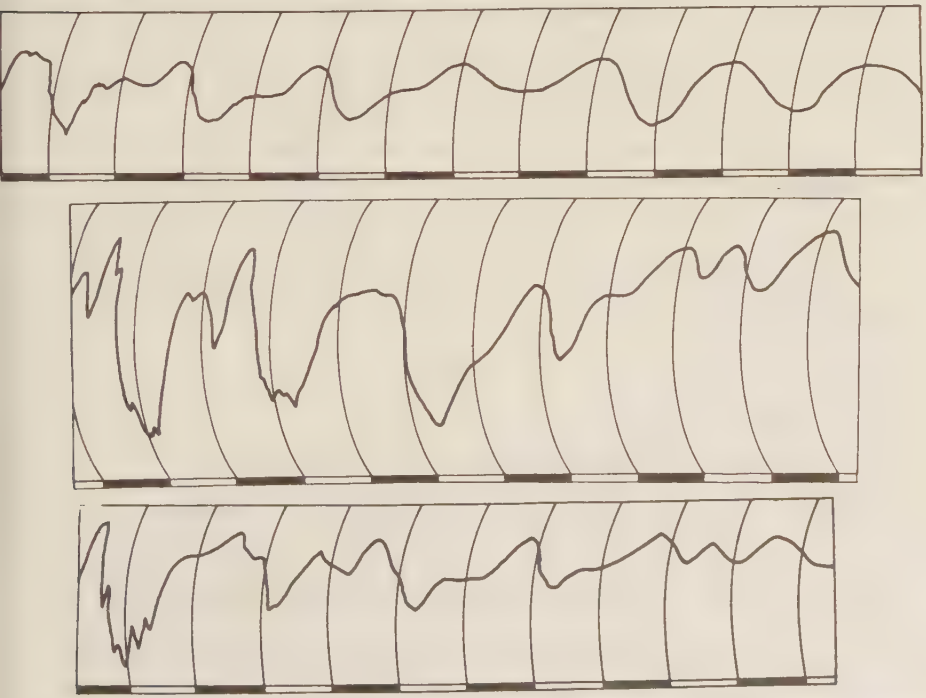

Abb. 9 : Übertragung von unten nach oben, nur die oberen Blätter registriert. Es wird keine Synchronisation auf 24 h erreicht.

Auch diese Gruppe läßt sich statistisch gegen die DD-Gruppe absichern. Dabei beträgt der kritische Wert von U für $\alpha = 0{,}001$ U = 5, der errechnete Wert war U = 2. Damit ist eine Beeinflussung der Schwingungen durch das direkt synchronisierte Blatt nachgewiesen. Noch deutlicher als gegen die DD-Gruppe aber läßt sich diese Gruppe gegen die LD (0,6 - 0,8 Lux) - Gruppe absichern. Hier ist der kritische Wert von U für $\alpha = 0{,}001$ U = 9, der errechnete Wert aber U = 0.

Stengelaufwärts ist also die Information über den Zeitgeber nicht unverändert transportiert worden. Außerdem fällt beim Betrachten der Kurven auf, daß zum Teil eine Auflösung der tagesrhythmischen Schwingungen in Teilschwingungen von etwa der halben Dauer eingetreten ist.

Um zu prüfen, ob die schlechte Übertragung stengelaufwärts etwa ein Ergebnis der sehr geringen Beleuchtungsstärke ist, wurde der Übertragungsversuch unter anderen Lichtverhältnissen durchgeführt. Bei im Dauerlicht gehaltenen Pflanzen wurden die jeweils unteren Blätter im 12 : 12 h Rhythmus mit Aluminiumfolie verdunkelt und die oberen registriert.

Es resultierte jedoch für die oberen Blätter unter diesen Bedingungen eine Periodenlänge von 26,5 h, wobei 6 Pflanzen registriert und ihre Perioden gemittelt wurden. Die Standardabweichung war s = 0,5 h. Die Werte für die einzelnen Pflanzen sind Tabelle 3 zu entnehmen. Die Abb. 10 zeigt eine der erhaltenen Kurven.

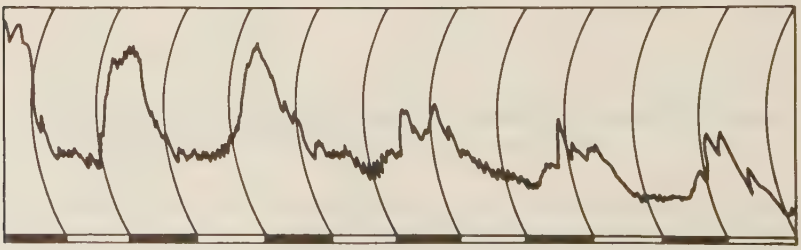

Abb. 10 : Schwingung eines im LL befindlichen oberen Blattes, bei dem das zugehörige untere Blatt im 12 : 12 h Rhythmus verdunkelt wurde.

Eine statistische Unterscheidung dieser Gruppe von der LL-Gruppe ist nicht möglich. Der kritische Wert von U für $\alpha = 0{,}05$ beträgt hier U = 7, der errechnete Wert ist U = 15.

Tab. 3 : Mittlere Periodenlängen der einzelnen Pflanzen in den Versuchsgruppen 4 und 5. $\bar{x}$ = Mittelwert, s = Standardabweichung der Gruppe. Werte in Stunden.

Leitung abwärts	Leitung aufwärts	Leitung aufwärts, Verdunklung des unteren Blattes, oberes im LL
24,0	25,1	26,0
24,7	25,3	27,1
24,5	25,5	27,0
23,6	25,0	26,3
24,3	25,3	25,9
23,7	26,0	26,4
23,8	25,4	
24,2	25,4	
24,4		
24,5		
$\bar{x}$ 24,2	25,4	26,5
s 0,4	0,3	0,5

Offensichtlich hat die Information "Dauerlicht" beim oberen Blatt allein den Ausschlag gegeben. Auch der Kurvenverlauf mit dem stärkeren Hervortreten der kurzperiodischen Schwingungen gleicht sehr stark den LL - Kurven. Es scheint also beim oberen Blatt eine gewisse Bevorzugung der Information über die lokalen Beleuchtungsverhältnisse dieses Blattes ausgeprägt zu sein. Im Gegensatz dazu kann das untere Blatt eine von oben herab transportierte Information vollständig integrieren. Auf diese "Asymmetrie" soll in der Diskussion noch eingegangen werden.

V. D I S K U S S I O N

a) Synchronisation durch geringe Lichtintensitäten.

Die Wirksamkeit sehr niedriger Lichtintensitäten auf die photoperiodische Kontrolle der Blütenbildung ist seit langem bekannt (GAERTNER und BRAUNROTH 1935, HARDER, FABIAN und v.DENFFER 1937). Auch die Möglichkeit, lunare Zyklen mit "künstlichem Mondlicht" zu synchronisieren, wurde von verschiedenen Autoren nachgewiesen (HAUENSCHILD 1955, NEUMANN 1966, BÜNNING und MÜLLER 1961). Für niedrige Beleuchtungsstärken, die auf die circadiane Rhythmik von Pflanzen noch eine Wirkung haben, gibt es jedoch lediglich eine Angabe von SCHNABEL, die eine Störlichtwirkung auf die tagesperiodische Änderung der freien Beweglichkeit bei Euglena bis herab zu einer Intensität von 1 Lux nachgewiesen hat (SCHNABEL 1968). Untersuchungen über diesen Wirkungsbereich bei höheren Pflanzen liegen aber erstmals in den hier mitgeteilten Ergebnissen vor.

Die Schwelle der Wirksamkeit bei Sojabohnen dürfte - so kann man aus dem Verlauf der in Abb.5 gezeigten Kurve schliessen - nur wenig unter dem 0,6 - 0,8 Lux - Bereich liegen, der noch deutlich synchronisierend wirkt.

Ferner zeigt sich eine Abhängigkeit der Phasenwinkeldifferenz zwischen biologischer Rhythmik und Zeitgeberrhythmik von der Beleuchtungsstärke des synchronisierenden LD. Die Blattbewegungsrhythmik hinkt um so mehr hinter der Zeitgeberrhythmik her, je geringer die Beleuchtungsstärke beim Zeitgeber ist (vgl.Abb.5). Dies stimmt überein mit den von ASCHOFF und WEVER bei Finken gefundenen Ergebnissen (ASCHOFF und WEVER 1962). Oberhalb von 10 Lux ist die Abhängigkeit der Phasenlage von der Lichtintensität nur noch sehr gering. Das bedeutet, daß die lichtabhängige Reaktion im Bereich zwischen etwa 10 und 100 Lux den Sättigungspunkt erreicht.

Verfolgt man den Tagesgang der Beleuchtungsstärke (Abb.11), so sieht man, daß die Lichtintensität nach Sonnenuntergang (SU) und vor Sonnenaufgang (SA) innerhalb etwa einer Stunde

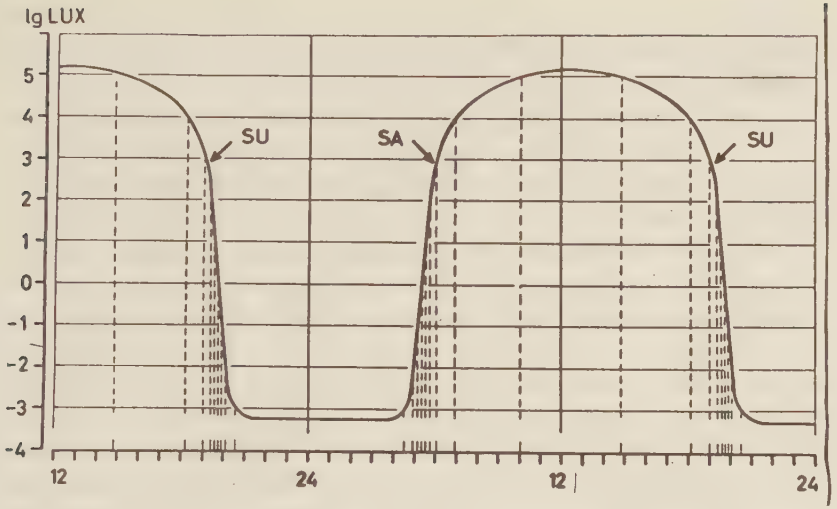

Abb. 11 : Beispiel eines Tagesganges der Beleuchtungsstärke, Tübingen, 2.April 1966, klarer Himmel, Neumond. Meßdaten der Med.Meteorol.Forschg.Stelle Tübingen. Nach ERKERT (im Druck).

eine Änderung um den Faktor 10^5 erfährt (zwischen 0,01 und 1000 Lux). Diese rasche Änderung kann durch starke Bewölkung höchstens im obersten Bereich etwas gebremst werden. Andererseits kann im unteren Bereich bei Vollmond der Anfangspunkt der Steigung vor SA um etwa den Faktor 10^2 heraufgesetzt werden, wie Tabelle 4 zu entnehmen ist.

Tab. 4 : Globalbeleuchtungsstärken des nächtlichen Mondhimmels in Lux (nach BULLRICH, aus SAUBERER und HÄRTEL 1959).

Bewölkung : 0 bis 2/10	
Mondhöhe (Grad)	Vollmond
60	0,68
50	0,54
40	0,39
30	0,26
20	0,15
10	0,051
0	0,0015

Aus dem in Abb.12 gezeigten Beispiel geht hervor, daß der steilste Abfall der Lichtintensität im Bereich zwischen 5 Lux und 100 Lux liegt, und zwar auch an extrem trüben und nebligen Tagen. Dieser Bereich wird kurz nach Sonnenuntergang

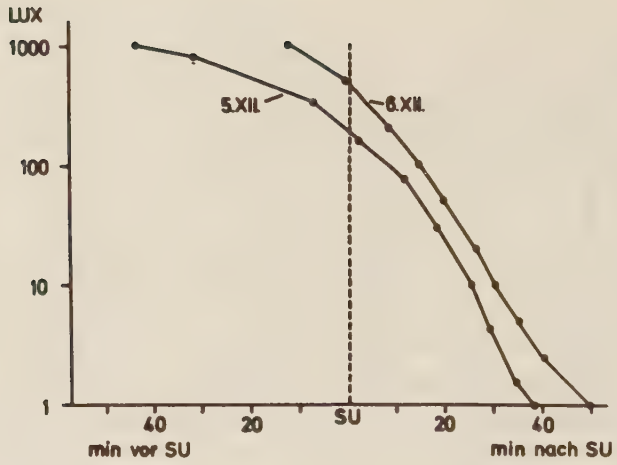

Abb. 12 : Änderung der Zenitbeleuchtungsstärke vor und nach Sonnenuntergang (SU), gemessen in Tübingen 1968. Am 5.XII. bei starker Bewölkung und Nebel, am 6.XII. bei klarem und wolkenlosem Himmel. Die Kurven für 10 aufeinanderfolgende Tage - vom 25.XI. bis 4.XII. - liegen zwischen diesen beiden Extremen.

in knapp 20 Minuten durchlaufen. Der geringe Abstand von nur etwa 5 Minuten zwischen den beiden Kurven in Abb.12 in diesem Bereich zeigt, daß auch extreme Unterschiede in den Bewölkungsverhältnissen keinen nennenswerten Einfluß auf die zeitliche Lage dieses Kurvenabschnitts relativ zum Sonnenuntergang haben. Außerdem gestattet ein Vergleich der Abbildungen 11 und 12, den Einfluß der unterschiedlichen Neigung der Ekliptik zu verschiedenen Jahreszeiten für diesen Intensitätsbereich zu vernachlässigen.

Daraus ergibt sich, daß die Zeitspanne vom einen Durchlaufen des Bereichs von 5 Lux bis 100 Lux (oder umgekehrt) bis zum nächsten Durchlaufen der Tageslänge recht exakt zugeordnet werden kann.

Genau diese Tatsachen scheinen von den Pflanzen zur Tageslängenmessung benutzt zu werden. Von einem raschen Anstieg bzw. Abfall der Intensität kann am ehesten eine physiologische

Wirkung erwartet werden. Außerdem ist in dem betreffenden Bereich die "Irreführung" durch Bewölkungsverhältnisse am geringsten. Der physiologische Meßvorgang zur Synchronisation der circadianen Rhythmik und zur Tageslängenmessung beginnt also "sinnvollerweise" im Bereich von wenigen Lux.

Die in Abb. 5 zusammengefaßten Ergebnisse lassen für die lichtabhängige Reaktion eine Schwelle , das heißt, den Beginn dieses Zeitmeßvorganges, im obersten Bereich des Vollmondlichtes vermuten, durch die der Einfluß des Mondes ausgeschaltet wird. Oberhalb dieser Schwelle folgt die Reaktion einer Sättigungskurve, die, wie schon erwähnt, zwischen 10 und 100 Lux den Sättigungswert erreicht. Eine weitere Steigerung der Lichtintensität hat keinen Einfluß mehr auf die Reaktion, das heißt, die Tageslängenmessung ist nicht auf höhere Intensitäten angewiesen und benutzt einen von Bewölkungsverhältnissen unabhängigen Meßpunkt. Auf diese Weise ist eine gleichbleibende Phasenbeziehung zwischen dem Licht-Dunkel-Wechsel und der biologischen Rhythmik an aufeinanderfolgenden Tagen garantiert.

b) Wechselseitige Synchronisation innerhalb einer Pflanze.

Schon PFEFFER beschreibt in seinen "Beiträgen zur Entstehung der Schlafbewegungen" eine Beeinflussung der Bewegung des einen Primärblattes durch die Bewegung des anderen, gegenüberstehenden Primärblattes bei Phaseolus. Er stellt fest, daß ein mit einer lichtabhaltenden Hülle vollständig verdunkeltes Blatt durch den Einfluß des gegenüberliegenden Blattes, das einen LD erhält, sehr viel später in Dunkelstarre verfällt, als dann, wenn die ganze Pflanze "unter einem verdunkelnden Rezipienten" aufgestellt ist. Später zweifelt er jedoch den Wert dieser Versuche wieder an, nachdem er Versuche bei künstlichem Beleuchtungswechsel in konstanter Temperatur angestellt hat, und kommt zu dem Schluß, daß, "wenn überhaupt, nur eine geringe, dirigierende, photonastische Wirkung von dem freien auf das verdunkelte Blatt ausgeübt wird." Es "bleibt die Veränderung der autonomen Tätigkeit bei lokaler Herstellung anderer Außenverhältnisse im allgemeinen auf das betroffene Blatt be-

schränkt." Aber: "Dessenungeachtet ist es wohl möglich, daß infolge der Wechselwirkung der Blätter unter sich und mit den übrigen Organen, ein synchroner Gang der Tätigkeit angestrebt wird." (PFEFFER 1915). PFEFFER glaubte, daß für eine weitere Klärung dieser Frage Versuche mit höher am Stengel stehenden Blättern gemacht werden müßten, etwa so, daß die Pflanze im Dauer-Licht steht und ein Blatt in rhythmischem Wechsel verdunkelt wird.

Interessanterweise führt ein halbes Jahrhundert später GUREVITCH genau diese Versuchsidee durch, wobei angenommen werden kann, daß er die diesbezüglichen PFEFFER'schen Ausführungen nicht kannte, da er PFEFFER nicht erwähnt und die entsprechende Veröffentlichung schwer zugänglich ist.

GUREVITCH geht von der Frage aus, ob sich ein allgemeines Nachrichtenübermittlungssystem in Pflanzen nachweisen lasse, das insbesondere auch für die Übermittlung der photoperiodischen Information von den Blättern zum Vegetationspunkt verantwortlich gemacht werden könne. Er stellt dann bei Perilla fest, daß die beim einen Knoten durch Verdunkeln der beiden hier vorhandenen gegenständigen Blätter in einem LD 11 : 11 h erreichte Synchronisation zum nächsthöheren Knoten gemeldet wird, an dem ein Blatt (das andere wurde entfernt) nach etwa drei Übergangszyklen eine 22 h - Periodik zeigt, die jedoch nach drei bis vier Perioden wieder verschwindet. Durch Dekapitieren der Pflanzen konnte die Zahl der synchronisierten Perioden auf bis zu sieben erhöht werden (GUREVITCH 1967).

Im Gegensatz zu den von GUREVITCH erhaltenen Resultaten konnte bei Glycine eine Übertragung der Information über den Zeitgeber stengelaufwärts unter Bedingungen, die den GUREVITCH'schen Versuchen entsprachen, überhaupt nicht, in anderen Bedingungen (Schwachlicht-Synchronisation) nur modifiziert festgestellt werden. Stengelabwärts dagegen konnte ein Transport der vollen Information gezeigt werden.

Damit soll nicht gesagt werden, daß die von GUREVITCH erzielten Resultate widerlegt seien; es ist ja möglich, daß verschiedene Objekte unterschiedlich reagieren. Daß eine über-

tragung der Information über eine gewisse Stengelstrecke hinweg stattfindet, kann - in Übereinstimmung mit GUREVITCH - als gesichert gelten. Wenden wir uns nun der Frage zu, wie die "Asymmetrie" bezüglich der Richtung der Übertragung bei Glycine zustandekommt.

Damit verknüpft sich sofort die Frage nach der Natur der Informationsübertragung, das heißt: Welche physikalischen oder chemischen Prozesse liegen dem Vorgang zugrunde?

Eine Information, die an der Stelle A von photorezeptiven Pigmenten, z.B. Phytochrom, aufgefangen wird, muß

entweder 1) direkt als Information über die lokalen Lichtverhältnisse weitergegeben werden. Am Ankunftsort B müßte sie mit der dort vorliegenden Information über die dortigen lokalen Lichtverhältnisse verglichen werden. Das Resultat dieser Datenverarbeitung ließe sich am Bewegungsverlauf des Blattes an der Stelle B ablesen. - "Lichtinformation" -.

oder 2) vom Rezeptionsort zu einem Speicher geleitet werden, der bei Vorliegen einer Reihe von Daten, die mindestens einen Wechsel in den Beleuchtungsbedingungen enthält, einen Informationsträger bildet oder aktiviert. Dieser Informationsträger muß eine Summation der Datenreihe zur Stelle B befördern und dort direkt in die Prozesse synchronisierend eingreifen, die die circadiane Rhythmik hervorbringen. - "Zeitinformation"-.

Die in Abb. 8 zu sehenden Phasenbeziehungen lassen die Möglichkeit 1 mit hoher Wahrscheinlichkeit ausschließen, da sich durch das Vorauslaufen der Schwingung am Orte B (unteres Blatt) für diese Art von Informationstransport eine negative Transportdauer ergeben würde. Da dies nicht sinnvoll eingeordnet werden kann, existiert eine gewisse Wahrscheinlichkeit für die zweite Möglichkeit, die Weitergabe von "Zeitinformation" .

Welcher unter den bekannten in der Pflanze transportierten Stoffe eine Struktur hat, die ihn zu dieser Leistung befähigt,

muß noch offengelassen werden. Es sei jedoch darauf hingewiesen, daß BIDDULPH und CORY bei Bohnen gefunden haben, daß immerhin so große Moleküle wie Steroide, die in jungen Blättern produziert werden, durch das Phloem abwärts transportiert werden (BIDDULPH und CORY 1965). Weitere Klärung hängt davon ab, wie sich unsere Kenntnisse von den in den Leitbahnen transportierten Stoffen entwickeln.

Zur Erklärung der "Asymmetrie" der Übertragung kann vorerst folgende Hypothese aufgestellt werden: Da ja von unten nach oben auch eine gewisse Information transportiert wird - es resultiert ja eine Periode, die signifikant kürzer ist als die im DD -, muß auch von unten nach oben ein Informationsträger wandern, vermutlich derselbe wie von oben nach unten, jedoch in kleinerer Menge.

Für diese Annahme nur quantitativer Unterschiede sprechen die Arbeiten von HARTT (1965) sowie von BIDDULPH und CORY (1960 und 1965), die eine ähnliche "Asymmetrie" für Stofftransportmechanismen feststellen.

HARTT findet bei ihren Versuchen zur Temperaturabhängigkeit des Transports von C^{14} - Photosyntheseprodukten beim Zuckerrohr für den Abwärtstransport im Stengel einen Q_{10} von 1,05 bis 1,7 , also geringe Temperaturabhängigkeit, für den Aufwärtstransport dagegen einen Q_{10} von 3,9 bis 16,2 , also sehr starke Temperaturabhängigkeit. Sie schließt daraus auf zwei verschiedene Transportmechanismen: "Stengelabwärts löst der Transport physikalische oder physikalisch-chemische Prozesse aus, stengelaufwärts wird er von chemischen Prozessen kontrolliert, das heißt, vom Stoffwechsel des Zellwachstums."

Ebenfalls zu zwei verschiedenen Transportmechanismen kommen BIDDULPH und CORY, die durch gleichzeitigen Einsatz von Radioautographie und Phloemfluoreszenz den Stofftransport bei Bohnen untersuchten: Bei älteren Blättern, die hauptsächlich die Wurzeln und unteren Pflanzenteile versorgen, liegt ein Massentransport vor, bei jüngeren Blättern, die vorwiegend in Richtung Apex transportieren, ein Stoffwechsel-Transfer.

Damit ist immerhin eine Erklärungsmöglichkeit der "Asymmetrie" gegeben, die freilich noch weiterer Aufklärung bedarf.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

1) Die Periodenlänge der freilaufenden Rhythmik der Blattbewegung bei den Folgeblättern der Sojabohne beträgt im DD im Mittel 26,1 h (s = 0,2 h), im LL im Mittel 26,5 h (s = 0,4 h).

2) Eine Synchronisation durch einen LD 12 : 12 h ist mit einer Lichtintensität von 10 Lux sehr gut, mit 0,6 - 0,8 Lux noch deutlich, mit 50 Millilux aber in keinem Fall mehr möglich. Bei 10 Lux resultiert eine mittlere Periodenlänge von 24,3 h (s = 0,1 h), bei 0,6 - 0,8 Lux von 24,1 h (s = 0,3 h), bei 50 Millilux dagegen von 26,6 h (s = 0,8 h), was statistisch gegen DD nicht abzusichern ist.

3) Während im LD mit etwa 2000 Lux die Senkungsmaxima im Mittel 4,7 h (s = 0,4 h) nach Dunkelbeginn auftreten, verändert sich diese Phasenbeziehung bei niedrigeren Lichtintensitäten. Die Maxima liegen in der 10 Lux - Gruppe 5,8 h (s = 0,6 h) und in der 0,6 - 0,8 Lux - Gruppe 8,7 h (s = 1,4 h) nach Dunkelbeginn. Das Nachhinken der Phase ist umgekehrt proportional der Beleuchtungsstärke des synchronisierenden LD.

4) Die volle Synchronisation ohne Phasenverschiebung wird im Bereich zwischen 10 und 100 Lux erreicht. Ein Vergleich mit dem Tagesgang der Beleuchtungsstärke unter verschiedenen Bedingungen zeigt, daß genau dieser Bereich in seiner zeitlichen Lage von Bewölkungsverhältnissen und jahreszeitlichen Einflüssen unabhängig ist. Die Pflanzen benützen also zur Synchronisation ihrer Schwingungen den einzigen zuverlässigen Meßbereich.

5) Eine mit Hilfe von 0,6 - 0,8 Lux erzielte Synchronisation auf einen LD 12 : 12 h wird vom synchronisierten Blatt auf ein zweites, das einen LD 12 : 12 h mit nur 50 Millilux erhält und dadurch nicht synchronisiert ist, nur stengelabwärts, nicht aber stengelaufwärts unverändert übertragen. Beim Transport stengelabwärts resultiert eine Periodenlänge von 24,2 h (s = 0,4 h), stengelaufwärts dagegen ergeben sich 25,4 h (s = 0,3 h), ein zwischen LD und DD liegender Wert.

6) Da keine eindeutige Phasenbeziehung zwischen direkt synchronisiertem Blatt und indirekt synchronisiertem Blatt abgelesen werden kann, liegt vermutlich keine Übertragung von "Lichtinformation", sondern Übertragung von "Zeitinformation" vor. Die "Asymmetrie" bezüglich der Richtung der Übertragung wird hypothetisch mit unterschiedlichen Mechanismen des Stofftransportes in den beiden Richtungen erklärt.

VII. LITERATURVERZEICHNIS

ASCHOFF,J. und R.WEVER : Über Phasenbeziehungen zwischen biologischer Tagesperiodik und Zeitgeberperiodik.Z.vergl. Physiol.46,115-128 (1962).

BIDDULPH,B.O. and R.CORY : Demonstration of two translocation mechanisms in studies of bidirectional movement.Plant Physiol.35,689-695 (1960).

- , - : Translocation of C^{14} metabolites in the phloem of the bean plant.Plant Physiol.40,119-129 (1965).

BÜNNING,E.: Weitere Versuche über die Beziehungen zwischen endogener Tagesrhythmik und Photoperiodismus.Z.Naturforsch. 3b,457-464 (1948).

- The Physiological Clock.Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1967.

- und D.MÜLLER : Wie messen Organismen lunare Zyklen ? Z.Naturforsch.16b,391-395 (1961).

ENRIGHT,J.T. : Synchronisation and ranges of entrainment.In: J.ASCHOFF (ed.),Circadian Clocks.Amsterdam: Elsevier Publ.Co.1965.

ERKERT,H.: Die Bedeutung des Lichtsinnes für Aktivität und Raumorientierung der Schleiereule.Z.vergl.Physiol.(im Druck).

GAERTNER,Th.v., und E.BRAUNROTH : Über den Einfluß des Mondlichtes auf den Blühtermin der Lang - und Kurztagpflanzen.Beih.z.Bot.Zbl.,A,53,554-563 (1935).

GUREVITCH,B.Ch.: Die spezifische Kommunikation in der Pflanze auf der Grunlage circadianer physiologischer Rhythmen. Dokl.Akad.Nauk S.S.S.R.173,1459-1462 (1967).(Russisch).

HARDER,R.,I.FABIAN und D.v.DENFFER : Lichtintensität und Photoperiodismus.Der Züchter 9,41-46 (1937).

HARKER,J.: Endocrine and nervous factors in insect circadian rhythms.Cold Spr.Harb.Symp.quant.Biol.25,279-287 (1960).

HARTT,C.E.: The effect of temperature upon translocation of C^{14} in sugarcane.Plant Physiol.40,74-81 (1965).

HAUENSCHILD,C.: Photoperiodizität als Ursache des von der Mondphase abhängigen Metamorphoserhythmus bei dem Polychaeten Platynereis Dumerlii.Z.Naturforsch.10b,658-662 (1955).

KATAYAMA,T.C.: Photoperiodism in the genus Oryza.II.Jap.J. Bot.18,349-383 (1964).

LOBBAN,M.C.: Dissociation in human rhythmic functions.In: J.ASCHOFF (ed.),Cicadian Clocks.Amsterdam: Elsevier Publ.Co.1965.

NEUMANN,D.: Die lunare und tägliche Schlüpfperiodik der Mücke Clunio.Steuerung und Abstimmung auf die Gezeitenperiodik. Z.vergl.Physiol.53,1-61 (1966).

PFEFFER,W.: Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen.Abh.Math.Phys.Kl.Kgl.Sächs.Ges.Wiss.34,1-154 (1915).

ROBERTS,S.K.: Significance of endocrines and central nervous system in circadian rhythms.In: J.ASCHOFF (ed.),Circadian Clocks.Amsterdam: Elsevier Publ.Co.1965.

SACHS,L.: Statistische Auswertungsmethoden.Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1968.

SAUBERER,F. und O.HÄRTEL : Pflanze und Strahlung.Leipzig: Akad.Verl.Ges.1959.

SCHNABEL,G.: Der Einfluß von Licht auf die circadiane Rhythmik von Euglena gracilis bei Autotrophie und Mixotrophie. Planta (Berl.) 81,49-63 (1968).

TODT,D.: Untersuchungen über Öffnung und Anthocyangehaltsveränderungen der Blüten von Cichorium intybus im Licht-Dunkel-Wechsel und unter konstanten Bedingungen.Z.Bot.50, 1-21 (1962).

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof.Dr.E.Bünning, danke ich sehr herzlich für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit, für viele wertvolle Ratschläge und für seine stetige großzügige Unterstützung.

Weiterhin gilt mein Dank Frl.Dr.I.Moser, Herrn Dr.K. Drumm, Herrn Dr.W.Engelmann und Herrn Dr.W.Mayer für kritische Diskussionen und viele Ratschläge.

Für die Beratung zur statistischen Überprüfung der Ergebnisse bin ich Herrn Prof.Dr.W.Seyffert zu besonderem Dank verpflichtet.

L e b e n s l a u f

Am 9.9.1941 wurde ich, Fritz Kübler, als Sohn des Industriekaufmanns Friedrich Kübler und seiner Ehefrau Emilie, geb.Hagspiel, in Stuttgart geboren. Ich besuchte von 1947 bis 1951 die Volksschule, anschließend das humanistische Karls-Gymnasium in Stuttgart,an dem ich im Frühjahr 1961 die Reifeprüfung ablegte. Vom Sommersemester 1961 an studierte ich an der Universität Tübingen zunächst Germanistik und Slawistik, ab Wintersemester 1961/62 Biologie und Geographie. Im Mai 1964 legte ich das Philosophikum ab. Im Sommer-Semester 1966 begann ich unter Anleitung von Herrn Professor Dr.E.Bünning am Institut für Allgemeine Botanik und Pflanzenphysiologie der Universität Tübingen mit der Durchführung der vorliegenden Dissertation.

Meine akademischen Lehrer waren

in Biochemie und Biologie	: L.Brauner, E.Bünning, K.G.Grell, K.Lorenz, K.Mägdefrau, H.Metzner, F.P.Möhres, W.Seyffert, G.Weitzel und H.Zähner
in Chemie und Physik	: H.Krüger, E.Müller und W.Rüdorff
in Geographie und Mineralogie	: H.Blume, W.v.Engelhardt, H.Louis, K.H.Schröder und H.Wilhelmy
in Mathematik	: H.H.Schaefer und H.Wielandt
in Pädagogik und Philosophie	: O.F.Bollnow, A.Flitner und W.Schulz.

Druckbüro Frau Elly HUTH, 74 Tübingen